

Nueva especie de *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) del archipiélago cubano.

New species of Atta (Hymenoptera: Formicidae) from cuban archipelago.

Jorge Luis Fontenla

Instituto de Ecología y Sistemática, Academia de Ciencias de Cuba, Carretera de Varona, km 3 1/2, Cod. Post. 10800, Apdo. Post. 8010.

Resumen

Se describe una nueva especie de "bibijagua" de Cuba e Isla de la Juventud. Hasta el presente, solo se conocía una especie de *Atta* en Las Antillas Mayores, *A. insularis*, endémica del archipiélago cubano. Ambas especies son muy semejantes morfológicamente. En sentido general, presentan diferencias en la talla del cuerpo y de diferentes órganos. También presentan diferencias en el patrón de coloración, venación alar en ambos sexos y en la forma de los genitales de los machos.

Abstract

A new species of leaf-cutting ant is described from Cuba and Isle of Youth. So far, it was known only one species of *Atta* from the Great Antillas, *A. insularis*, a Cuban archipelago endemism. Both species are morphologically very similar. In general sense, there are differences in the size of body and different organs. There are also differences in the pattern of coloration, wings veins of both sexes and in the shape of males genitalia.

Palabras clave: Nueva especie, Formicidae, *Atta*, Cuba.

Key words: New species, Formicidae, *Atta*, Cuba.

INTRODUCCIÓN

Dentro del género *Atta* Fabricius, se incluyen 15 especies neotropicales que se distribuyen desde el S de los Estados Unidos hasta la Argentina, comprendiendo a Cuba y Barbados en el área antillana. Este grupo constituye una temida plaga para diversos cultivos; pero, por otra parte, resultan esenciales en el mantenimiento de los ecosistemas naturales, al podar la vegetación, facilitar nuevos crecimientos y fragmentar la materia vegetal rápidamente, incorporándola al suelo (HOLLOBLER Y WILSON, 1990). De acuerdo con HAINEN (1978), estos insectos son los que penetran a mayor profundidad en el suelo para construir sus nidos, estimulando así el desarrollo de las raíces.

En Las Antillas solo se encuentra una especie nativa, *A. insularis*, endémica de Cuba y de la Isla de la Juventud, conocida bajo el nombre vernáculo de "bibijagua". Este insecto se considera perjudicial en sentido general, pues incide en alguna medida sobre una amplia variedad de cultivos (BRUNER Y VALDÉS, 1946; BRUNER, SCARAMUZZA Y OTERO, 1975), aunque su principal impacto se produce en las plantaciones cítricas (BRUNER Y VALDÉS, 1946; PÉREZ, 1989).

La bibijagua despliega una plasticidad ambiental notable; su espectro ecológico comprende desde agroecosistemas y otros sistemas antropizados hasta zonas costeras y pluvisilvas de montaña. Se han efectuado estudios acerca de la biología y la ecología de esta especie (BRUNER Y VALDÉS, 1949; PINTERA Y ZORRILLA, 1981; PINTERA, 1983; PÉREZ, 1989), pero no se han emprendido análisis relacionados con su variabilidad, la cual es de esperar, dadas su elevada adaptabilidad y polimorfismo.

GUNDLACH (1881), no reconoció a la especie *A. insularis* Guerin, 1845 determinando erróneamente como *A. cephalotes* Linnaeus, 1758, un lote de sexados y obreras colectados por él y rotulados en su colección con el número 151. No obstante, en las etiquetas aparecen consignados como *A. insularis*. Dicho autor puntualizó que la coloración de este grupo de ejemplares era pardo rojiza, mientras que *A. insularis* era solo una variedad color castaño de *A. cephalotes*. Esta última especie no se encuentra en Cuba y, por otra parte, ambos taxones son fácilmente separables por diferentes caracteres morfológicos y patrón de pilosidad. PÉREZ (1989) señaló que la coloración de la bibijagua era castaño oscura.

El análisis de una serie de ejemplares colectados por el autor, así como de otros existentes en la colección de hormigas del Instituto de Ecología y Sistemática de la Academia de Ciencias de Cuba y en la colección Gundlach, depositada en esa Institución, evidenció entre los mismos variabilidad en la coloración y morfometría, así como diferencias en la forma de los genitales de los machos y en la forma y patrón de venación de las alas en ambos sexos. El estudio de esta variabilidad y la descripción de una nueva especie constituyen los objetivos del presente trabajo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el análisis matemático se estudiaron tres obreras mayores y 20 medianas colectadas en Atabey y en el Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana, e igual número de especímenes procedentes de Carapachibey, Cocodrilo y Sierra de Caballos, Isla de la Juventud. También se analizaron ejemplares de la Península de Guanahacabibes, Pinar del Río y de Jaguaní, Guantánamo. Los ejemplares de la colección Gundlach fueron igualmente estudiados y los sexados utilizados para ilustrar los genitales masculinos y las alas de ambos sexos. Para comparar estas estructuras, se ilustraron las correspondientes de sexados colectados en Atabey.

Se determinaron 23 variables e índices morfométricos, los cuales fueron los siguientes: longitud del escapo (LES), anchura cefálica (ACE), longitud cefálica (LCE), longitud de la mandíbula (LMA), ancho máximo de la mandíbula (AMA), distancia entre los lóbulos occipitales en vista dorsal (DLO), distancia entre las puntas del primer par (D1), segundo par (D2) y tercer par (D3) de espinas torácicas respectivamente, longitud (LPE) y anchura (APE) del peciolo en vista dorsal, longitud (LPP) y anchura (APP) del postpeciolo en vista dorsal, longitud del fémur posterior (LFE), índice escapo-cabeza (IES): LES/ACE, índice cefálico (ICE): ACE/LCE, índice mandibular (IMA): AMA/LMA, índice cefálico-lobular (ILO): ACE/DLO, índices espinosos-cefálicos (ID1): D1/ACE,

(ID2): D2/ACE, (ID3): D3/ACE. La coloración (COL), variable cualitativa, se codificó como sigue: pardo oscura (1) y pardo rojiza (2). Con todas estas variables se realizó un análisis de componentes principales. Las medidas se dan en mm y los índices se expresan en porcentajes.

Todos los ejemplares examinados se encuentran depositados en la colección mirmecológica del Instituto de Ecología y Sistemática de la Academia de Ciencias de Cuba.

SISTEMÁTICA

Atta cubana esp. nuev.

(Fig. 1)

Atta cephalotes Gundlach, 1881: 323.

Atta insularis Armas, Palacios, Novo e Iglesias, 1989: 13.

Atta insularis Alayo y Armas, 1992: 10.

Diagnosis (basada en obreras medianas). Coloración general del cuerpo parda rojiza opaca. Escapos y patas más lúcidos, con las mandíbulas más rojas y pulidas. Dientes de color negro. Alitronco robusto, armado con tres pares de espinas; región pronotal más elevada que la propodeal. Tibias anteriores con una espuela pectinada. Pulosidad abundante, de color dorado. Los pelos son más largos en el dorso del alitronco, cabeza y clipeus. Antenas y patas pubescentes.

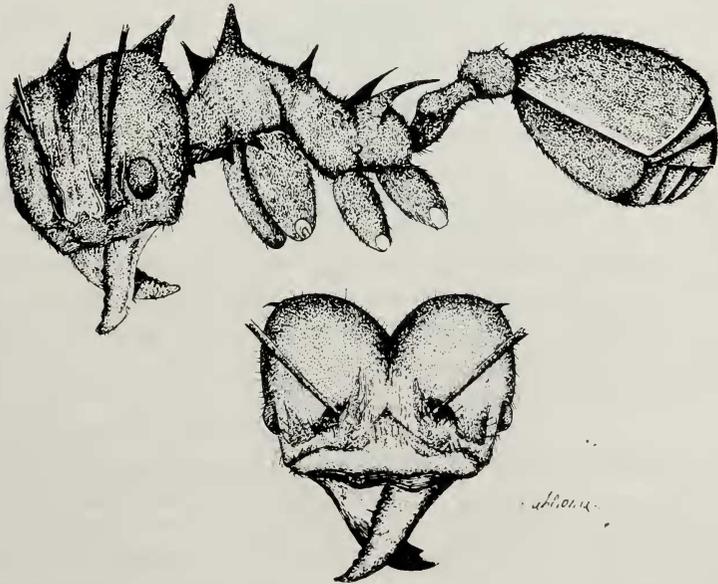


Fig. 1. Holotipo (obrero mediana) de *Atta cubana*.

Fig. 1. *Holotype (middle worker) of Atta cubana.*

Variables	AI			AC		
	\bar{X}	OMA	OME CV	\bar{X}	OMA	OME CV
LES	2,9	2,6	5	2,9	2,1	16,1
ACE	3,4	2,5	8,4	3,2	1,9	22,1
LCE	2,5	1,9	8,9	2,4	1,5	20,7
LMA	2,2	1,6	10,1	2,3	1,1	35,8
AMA	0,93	0,69	21,7	0,77	0,45	37,8
DLO	4,7	2,9	9,6	4,1	2,1	23,8
D1	2,1	1,6	11,2	2,0	1,4	22,1
D2	1,5	1,1	19,1	1,6	0,84	41,7
D3	1,7	1,2	17,5	1,7	0,94	19,1
LPE	0,60	0,47	19,1	0,53	0,35	37,1
LPP	1,0	0,70	14,3	1,1	0,56	28,6
APE	0,93	0,43	18,6	0,77	0,25	32,0
APP	1,4	0,73	20,8	1,4	0,50	26,0
LFE	6,1	4,8	7,1	5,4	3,7	19,7
IES	86,1	104,6	8,9	92,6	115,9	10,7
ICE	34,6	141,0	9,8	134,5	123,7	10,6
IMC	65,7	63,6	10,5	71,7	59,9	19,5
IMA	43,5	53,8	37,2	33,5	40,2	20,4
ILO	73,4	83,5	5,3	77,8	90,8	8,0
ID1	60,9	62,5	12,3	59,0	77,2	12,6
ID2	43,6	42,5	16,2	49,0	45,3	29,3
ID3	39,4	48,4	14,7	53,2	52,5	13,5

Tabla 1. Valores medios (\bar{X}) y coeficiente de variación (CV) de las obreras mayores (OMA) y medianas (OME) de *A. insularis* (AI) y *A. cubana* (AC). No se consigna CV de OMA por el escaso tamaño de muestra.

Table 1. Mean values (\bar{X}) and variation coefficient (CV) of major workers (OMA) and middle workers (OME) of *A. insularis* (AI) and *A. cubana* (AC). It is not offered CV of OMA because the small sample size.

Descripción del holotipo. (obrero mediana). Antenas con 11 segmentos; maza antenal triarticulada; escapo muy alargado. Cabeza cordiforme, con los ojos bien desarrollados y situados lateralmente. Las mandíbulas son largas y robustas, con los bordes dentados y el diente apical prominente y grueso. Clipeo ensanchado en la región central y muy estrecho hacia los laterales. Lóbulos y carinas frontales prominentes. Los lóbulos occipitales son anchos y sobresalientes, separados por un surco profundo, con una espina pequeña y aguda en su cara anterior y otra mayor en la cara posterior. Gena con una espina pequeña, dirigida hacia atrás. El alitrongo es robusto y sinuoso, con la región pronotal más elevada que la propodeal; espiráculos conspicuos. El ángulo humeral posee una espina corta y aguda, dirigida hacia adelante. La región dorsal del alitrongo porta tres pares de espinas separadas en la base, divergentes y agudas; el primer par es el más grueso y se encuentra orientado hacia arriba y adelante; el segundo par es el más pequeño y se encuentra dirigido hacia arriba y hacia los lados; el tercer par de espinas es de forma curvada y está dirigido hacia atrás. El peciolo y el postpeciolo son más anchos en su zona poste-

rior, carinados lateral y dorsalmente. El gaster es robusto y globoso. Las coxas y las patas son robustas; estas últimas son largas, con el par posterior de mayor longitud. Las tibiae anteriores poseen una espuela pectinada. Toda la cabeza y el cuerpo exhiben una puntuación densa y fina.

La pilosidad es abundante en la cabeza y el cuerpo; la mayoría de los pelos son largos, erectos y suberectos, de coloración dorada. Las antenas y las patas también poseen una pubescencia fina.

La coloración general es pardo rojiza opaca. Algunas áreas alrededor de los ojos, dorso del alitrongo, pedicelo y gaster son más oscuras. Las mandíbulas son rojas y pulidas, con la zona apical y la base de los dientes negras. Los escapos y las patas exhiben una coloración más lúcida que la del resto del cuerpo. La región ventral de la cabeza y la intersección de la cabeza y el pronoto son rojas.

Medidas. LES:2,5; ACE:2,3; LCE:2,1; LMA:1,6; AMA:0,6; DLO:2,5; D1:1,7; D2:1,9; D3:1,2; LPE:0,6; APE:0,3; LPP:0,8; APP:0,5; LFE:4,2; IES:108,6; ICE:109,5; IMC:69,5; IMA:37,5; ILO:92,0; ID1:73,9; ID2:82,6; ID3:52,2.

Obrera mayor. Medidas corporales superiores a la de la obrera media, sobre todo en el ancho cefálico y en la longitud del escapo y del fémur posterior (Tabla 1). El primer par de espinas del alitrongo tiene forma de tubérculos gruesos y truncados. El patrón de pilosidad es similar. La coloración es algo más oscura, pero con las mandíbulas de igual modo rojas y pulidas.

Hembra. Talla corporal ostensiblemente superior a la de la obrera mayor. La cabeza es más larga que ancha y proporcionalmente más pequeña que la de las obreras. ACE:3,3; LCE:2,2. Presenta tres ocelos frontales, dispuestos en triángulo. El lóbulo occipital, las genas y el ángulo humeral ostentan una espina pequeña. El alitrongo es muy robusto y globoso, careciendo de las espinas características de las obreras. El propodeo tiene un par de espinas muy pequeñas y dirigidas hacia atrás. El peciolo es pequeño y corto y el postpeciolo muy corto y aplanado; ambas estructuras carecen de carinas, las cuales existen en las obreras. El patrón de coloración es semejante al de la obrera mediana. Los detalles de las alas y su venación se ilustran en las Figs. 2 y 3.

Macho. Su talla es menor que la de la hembra; pero muy superior incluso, a la de la obrera mayor. La cabeza es proporcionalmente muy pequeña y alargada. ACE:1,8; LCE:2,0. Los ojos son grandes y sobresalientes, con tres ocelos frontales prominentes. Los lóbulos occipitales y el ángulo humeral poseen espinas, similares a las de la hembra. El alitrongo es robusto y giboso, sin espinas. El peciolo y el postpeciolo son cortos y no carinados. La coloración es pardo rojiza opaca. Las mandíbulas, patas y antenas son más opacas que en la hembra. Detalles de las alas y su venación en las Figs. 4 y 5. Contorno de la cápsula genital en la Fig. 6.

Localidad tipo. Al W del poblado de Cocodrilo, en el S de la Isla de la Juventud.

Distribución. Cuba e Isla de la Juventud.

Material examinado. Holotipo: Cocodrilo, abril 1990, J. L. Fontenla. Paratipos. Isla de la Juventud: Cocodrilo, abril de 1990, J. L. Fontenla: tres obreras mayores y nueve medianas; Carapachibey, abril de 1990, J. L. Fontenla: seis obreras medianas; Sierra de Caballos, mayo de 1977, L. Zayas: una obrera mediana; Loma de Columbia, junio de 1977,

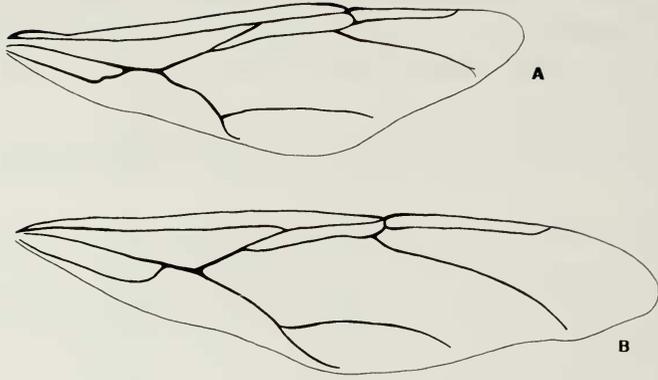


Fig. 2. Alas delanteras de hembras. A. *A. cubana*. B. *A. insularis*.
Fig. 2. Females forewings. A. *A. cubana*. B. *A. insularis*.



Fig. 3. Alas posteriores de hembras. A. *A. cubana*. B. *A. insularis*.
Fig. 3. Females hindwings. A. *A. cubana*. B. *A. insularis*.

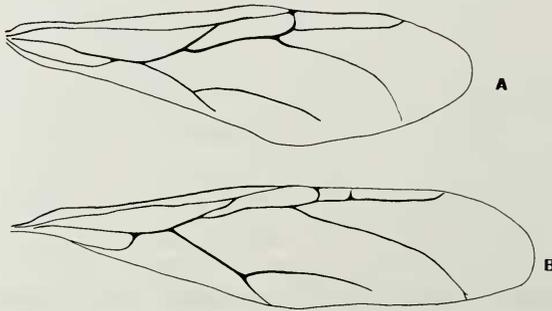
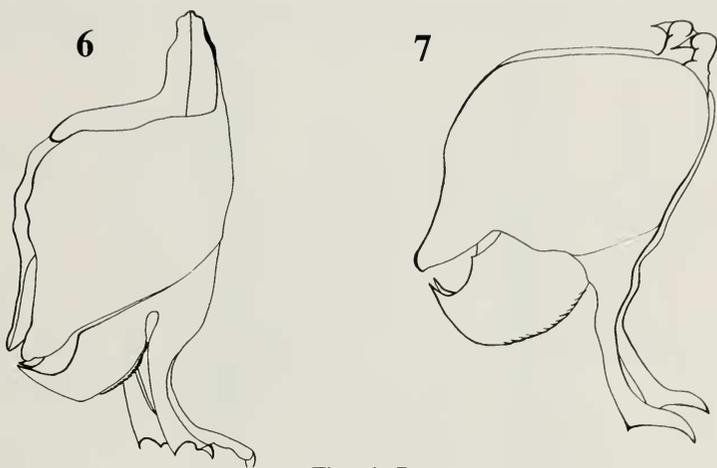


Fig. 4. Alas delanteras de machos. A. *A. cubana*. B. *A. insularis*.
Fig. 4. Males forewings. A. *A. cubana*. B. *A. insularis*.



Fig. 5. Alas posteriores de machos. A. *A. cubana*. B. *A. insularis*.
Fig. 5. Males hindwings. A. *A. cubana*. B. *A. insularis*.



Figs. 6 - 7

Fig. 6. Cápsula genital del macho de *A. cubana*, vista de perfil y con los parameros externos excluidos.
Fig. 6. Outline of *A. cubana* male genital capsule. External parameres excluded.

Fig. 7. Cápsula genital del macho de *A. insularis*, vista de perfil y con los parameros externos excluidos.
Fig. 7. Outline of *A. insularis* male genital capsule. External parameres excluded.

L. F. de Armas: cuatro obreras medianas. Provincia de Pinar del Río: Cueva La Barca, Guanahacabibes, febrero de 1987, L. F. de Armas y R. Novo: dos obreras medianas; San Diego, mayo de 1984, J. L. González: dos obreras medianas. Provincia de Guantánamo: Nuevo Mundo, Maisí, junio de 1984, J. L. González: dos obreras medianas. "Cuba", sin fecha, J. Gundlach: una obrera mayor, dos medianas, una hembra, un macho. Se examinaron, además, varias decenas de obreras de Cocodrilo y Carapachibey (mismos datos consignados).

Historia natural. Esta especie aparenta tener una distribución ecológica amplia. En el S de la Isla de la Juventud se colectó en zonas costeras, con suelo arenoso y escasa cubierta vegetal. Las otras localidades se corresponden con bosques semidecíduos. En Guanahacabibes, se detectó un nido en el interior de una cueva, bajo una microdolina, con condiciones de humedad y temperatura elevadas (L. F. Armas, comun. pers.).

DISCUSIÓN

Las obreras medianas de *A. cubana*, como promedio, son menores y más variables que las de *A. insularis* en todas las medidas morfométricas (Tabla 1). Estas diferencias son más notables en LES, ACE, LCE, LMA, DLO y LFE. Las proporciones corporales tienden a ser menos fluctuantes. Inclusive, muestra menor variabilidad en varios de los índices. A partir de estos, se evidencia que, en *A. cubana*, tanto el escapo como la cabeza son más alargados, las mandíbulas más esbeltas y el par de espinas pronotales tiende a ser más divergente.

Variables	I(53,2)	II(9,3)	III(5,8)
LES	-0,263	-0,086	-0,051
ACE	-0,278	-0,071	-0,017
LCE	-0,260	0,078	-0,026
LMA	-0,267	0,084	0,123
AMA	-0,233	-0,036	-0,231
DLO	-0,273	0,026	-0,023
D1	-0,238	0,163	-0,146
D2	-0,232	0,227	-0,159
D3	-0,203	0,001	0,253
LPE	-0,201	0,011	0,170
LPP	-0,251	0,107	-0,006
APE	-0,235	0,045	0,226
APP	-0,225	0,055	0,247
LFE	-0,261	-0,117	-0,118
IES	0,218	0,163	0,001
ICE	-0,118	-0,395	0,152
IMC	-0,114	0,276	0,155
IMA	-0,135	-0,260	-0,610
ILO	0,166	-0,238	0,204
ID1	0,154	0,338	0,201
ID2	-0,045	0,460	-0,261
ID3	0,068	0,063	-0,261
COL	0,151	0,385	0,216

Tabla 2. Valor de los vectores propios en los tres primeros componentes principales. Porcentaje de la variabilidad explicada entre parentésis.

Table 2. *Eigen-values in the three first principal components. Percentage of explained variability between parenthesis.*

Las diferencias entre las obreras mayores son menos acusadas, aunque *A. cubana* exhibe valores inferiores en la mayoría de los caracteres, sobre todo en LFE. En esta casta, ambas especies son muy similares en cuanto a las proporciones corporales.

Entre especies, difieren tanto hembras como machos respecto a la talla y forma de las alas y patrón de venación (Figs. 2, 3, 4 y 5). Entre los machos también existen diferencias apreciables en sus respectivas cápsulas genitales (Figs. 6 y 7).

A partir del análisis de componentes principales, es posible observar que las variables morfométricas que mejor discriminan a estas especies fueron, en primer lugar, ACE, variable que da una idea de la diferencia global entre tallas, menor en sentido general en la nueva especie. Otras variables buenas discriminadoras fueron DLO, LMA, LES, LCE y LFE (Tabla 2). Los resultados de este análisis coinciden con lo señalado previamente como diferencias entre las especies (Tabla 1).

El ordenamiento tridimensional de los ejemplares a partir de estas variables (Fig. 8), permite discernir cuatro grupos. Uno de los grupos, desplazado hacia la zona de valores inferiores de las variables principales, está integrado por 19 de los 20 ejemplares correspondientes a las obreras medianas de *A. cubana*. El segundo grupo comprende todas las obreras medianas de *A. insularis* y una de la nueva especie. La mayor dispersión de los es-

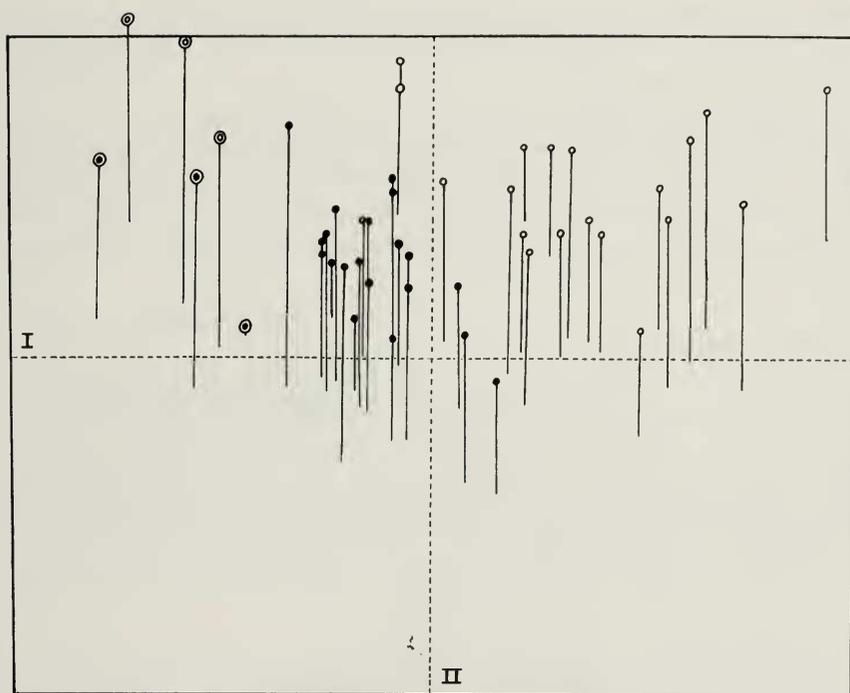


Fig. 8. Ordenamiento tridimensional de obreras mayores y medianas de ambas especies. Círculo lleno encerrado: obreras mayores de *A. cubana*; círculo vacío encerrado: obreras mayores de *A. insularis*; círculo lleno libre: obreras medianas de *A. cubana*; círculo vacío libre: obreras medianas de *A. insularis*.

Fig. 8. Tridimensional arrangement of major and middle workers of both species. Enclosed full circle: major workers of *A. cubana*; enclosed empty circle: major workers of *A. insularis*; free full circle: middle workers of *A. cubana*; free empty circle: middle workers of *A. insularis*.

pecímenes de *A. cubana* indica su mayor variabilidad. El tercer y cuarto grupos se corresponden con las obreras mayores de *A. insularis* y *A. cubana* respectivamente.

Este análisis demuestra que las variables utilizadas, en especial ACE, DLO, LMA, LES, LCE y LFE, resultan adecuadas para diferenciar las obreras de ambas especies. Una característica que también debe tomarse en cuenta, por su relativo contraste, es la coloración, pardo rojiza en *A. cubana*, la cual también presenta las mandíbulas de color rojo pulido, mientras que *A. insularis* es de color castaño oscuro, con las mandíbulas más oscuras y opacas. La distribución de las áreas de coloración negra es semejante en ambas especies, al igual que el patrón de pilosidad, lo que acentúa el parecido. Las diferencias más evidentes entre estas especies se aprecian en los genitales masculinos y en las alas de ambos sexos.

La gran semejanza morfológica entre las *Atta* del archipiélago cubano puede ser una consecuencia de su separación genealógica relativamente reciente. Este género no se ha encontrado en los depósitos de ámbar Terciario de La Española, por lo que parece constituir parte de los colonizadores más tardíos de Las Antillas Mayores (WILSON, 1988).

Basado en su análisis sobre las características generales de la mirmecofauna cubana, FONTENLA (en prensa) ha sugerido también la posibilidad de la colonización pleistocénica de Cuba, por parte de *Atta*.

La existencia de dos especies tan semejantes de bibijaguas en el archipiélago cubano, demanda la necesidad de estudiar a profundidad su distribución, ecología y posibles relaciones de coexistencia. Por otra parte, es necesario dilucidar si la nueva especie es capaz de incidir en plantas de interés económico, pues, en principio, los métodos de control que se aplican contra *A. insularis*, pudieran resultar poco eficaces para su similar cogenérico.

AGRADECIMIENTOS

A la Lic. Nayla García, por la realización de las ilustraciones de las alas y genitales, además de, junto a mis colegas L. F. de Armas, L. M. Hernández y A. Juarrero, por la paciencia y ayuda desinteresadas en la comparación de los ejemplares de las especies estudiadas. Todas estas personas pertenecen al Instituto de Ecología y Sistemática de la Academia de Ciencias de Cuba.

BIBLIOGRAFÍA

- ALAYO, R., Y ARMAS L. F. 1992. Himenópteros (Insecta: Hymenoptera) de las cuevas cubanas. *Rep. Inv. Ser. Zool.*, 18:1-14.
- ARMAS L. F., PALACIOS, M. E., NOVO, R., Y IGLESIAS, T. 1989. Fauna de Cueva La Barca, Península de Guanahacabibes, Pinar del Río, Cuba. *Rep. Inv. Ser. Zool.*, 5:1-20.
- BRUNER, S. C., Y VALDÉS, F. 1946. *La bibijagua: consideraciones sobre su aspecto económico*. Estación Experimental Agronómica, Sto. de las Vegas, Habana, Cuba, 17 pp.
- BRUNER, S. C., Y VALDÉS F. 1949. Observaciones sobre la biología de la bibijagua (Hymenoptera: Formicidae). *Mem. Soc. Cubana Hist. Nat.*, 19:135-154.
- BRUNER, S. C., SCARAMUZZA, L. C., Y OTERO, A. R. 1975. *Catálogo de los insectos que atacan las plantas económicas de Cuba*. ACC, 339 pp.
- FONTENLA, J. L. en prensa. Aspectos biogeográficos de la mirmecofauna cubana. *AvaCient*.
- GUNDLACH, J. 1881. *Contribución a la entomología cubana*. Imprenta G. Montiel, La Habana, 445 pp.
- HAINES, B. L. 1978. Elements and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica*, 10:270-277.
- HOLDOBLER, B., Y WILSON, E. O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 710 pp.
- PÉREZ, L. F. 1989. *Estudios ecológicos y métodos de lucha contra Atta insularis Guerin (Hymenoptera: Formicidae) en Jagüey Grande* (inédito). MINAGRI, La Habana, 25 pp.
- PINTERA, A. 1983. Selection of plants utilized by *Atta insularis* in Cuba (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Ent. Bohesmolaca*, 80:13-20.
- PINTERA, A., Y ZORRILLA, M. 1981. Circadian and seasonal changes in the foraging activity of leaf-cutting ant *Atta insularis*. *Acta Ent. Bohesmolaca*, 78:311-317.
- WILSON, E. O. 1988. The biogeography of the West Indies ants (Hymenoptera: Formicidae). In: *Zoogeography of the Caribbean insects*. Cornell Univ. Press, Ithaca, pp:214-430.